

LES LIGNÉES HYBRIDES ISSUES DU CROISEMENT ENTRE *Gossypium hirsutum* L. ET *G. barbadense* L.

IV. - Corrélations entre caractères, hétérosis, effets d'inbreeding et aptitudes à la combinaison en croisement diallèle

par

J. SCHWENDIMAN et P.L. LEFORT *

RÉSUMÉ

Huit lignées hybrides stables, provenant toutes du croisement entre *Gossypium hirsutum* et *G. barbadense*, ont servi de parents à un croisement diallèle poursuivi jusqu'à la génération F_2 . Sept caractères quantitatifs utiles en sélection ont été étudiés.

L'analyse des corrélations entre les variables, au cours des générations successives, montre qu'à un système de liaisons relativement lâche en F_1 fait place en F_2 un réseau plus dense de fortes corrélations, réseau partiellement détruit à la F_2 . Seulement deux liaisons (rendement-fibre et seed-index, longueur et micronaire) sont stables, tandis que d'autres, très fréquemment constatées chez le cotonnier, n'existent pas dans ce matériel hybride.

L'hétérosis est spécialement accusé pour les caractères agronomiques et la longueur de fibre. L'amplitude des phénomènes hétérotiques, ainsi que les modalités de comportement des divers caractères rappellent tout à fait le contexte interspécifique. On peut considérer que, sinon les lignées, du moins certains groupes d'entre elles, pourraient constituer des entités spécifiques.

Bien que l'importance des effets dus à l'inbreeding soit en relation directe avec le niveau de la F_1 , il n'en reste pas moins qu'aux meilleures F_1 correspondent malgré tout les meilleures F_2 .

Les variances AGC, remarquablement constantes entre les générations, sont généralement très supérieures à celles des ASC. Les AGC individuelles dépendent étroitement des performances parentales. Si l'additivité semble le phénomène majeur dans l'expression d'un caractère, certains faits incitent à penser que les interactions épistatiques pourraient ne pas être négligeables.

Nous avons exposé précédemment (SCHWENDIMAN, 1974 a) les modalités de fabrication d'une collection de lignées hybrides stables très diversifiées à partir du croisement *Gossypium hirsutum* var. Allen 151 et *G. barbadense* var. Mono. Huit d'entre elles ont fait l'objet d'une description phénotypique comparative. L'analyse de ce matériel a été poursuivie, notamment par la voie des croisements diallèles, qui permettent de préciser les modalités d'action des gènes gouvernant les caractères quantitatifs utiles en sélection.

Les corrélations entre variables mesurées, l'hétérosis, les effets d'inbreeding et les aptitudes à la combinaison sont l'objet de la présente publication. L'analyse sera poursuivie par l'exploitation des mêmes données selon la méthode de HAYMAN.

Les nombreux travaux que cite la littérature concernent, soit des croisements à l'intérieur de l'espèce *G. hirsutum* et plus spécialement entre coton-

niers de type Upland (LODEN et RICHMOND, 1951; FRYXELL, 1958; MILLER et MARANI, 1963; AL-RAWI et KOHEL, 1970; VERHALEN *et al.*, 1971; MEREDITH et BRIDGE, 1972), soit des croisements interspécifiques, plus précisément entre *G. hirsutum* et *G. barbadense* (MARANI, 1963, 1964, 1967 et 1968). Dans ce dernier domaine, on note par rapport aux croisements *intra-hirsutum* une accentuation des phénomènes liés à l'hétérosis et à l'inbreeding pour nombre de caractères quantitatifs.

Notre matériel présentant chez les parents et en F_2 des phénomènes de stérilité (SCHWENDIMAN, 1974 b et c), il n'a pas été possible d'analyser la production, ni l'une de ses composantes essentielles qui est le poids capsulaire, dont les valeurs sont sous la dépendance du taux d'avortement des ovules.

* Laboratoire de Cytogénétique, I.R.C.T., B.P. 604 Bouaké (Côte d'Ivoire).

I. — MATÉRIEL ET MÉTHODES

Les huit lignées : HB 57, HB 58, HB 59, HB 63, HB 64, HB 66, HB 67 et HB 68, utilisées comme parents du croisement dialléle, proviennent toutes du croisement *G. hirsutum* × *G. barbadense*. Leur étude n'a été entreprise qu'une fois leur stabilisation acquise et contrôlée par autofécondation pendant plusieurs générations. Elles constituent un échantillon représentatif de la dispersion de la collection d'hybrides obtenus.

Le schéma dialléle utilisé ne comprenait pas les croisements réciproques. Aussi, afin de minimiser les effets maternels, chaque lignée a servi comme parent femelle dans la moitié des croisements, comme parent mâle dans l'autre.

Le dispositif sur le terrain était formé de quatre blocs Fisher, chacun d'entre eux contenant les 8 parents, les 28 F_1 et les 28 F_2 correspondantes. Il y avait à l'origine 25 plantes par parcelle; après élimination des bordures, des plantes stériles F_3 , nous les avons ramenées à 15 par tirage au sort. Nous avons procédé à une récolte individuelle, chaque parent, F_1 ou F_2 , étant ainsi représenté par 60 plantes au total.

Chaque plante a fait l'objet de mensurations, de comptages ou d'analyses pour les caractères suivants : hauteur (exprimée en cm), seed-index (poids

en grammes de 100 graines), nombre de capsules par pied, rendement-fibre, longueur de la fibre (en mm), indice micronaire et ténacité (exprimée par l'Index Pressley).

Le grand nombre d'échantillons analysés (3 840 au total) a permis d'obtenir une faible erreur expérimentale, pour chacun des caractères étudiés.

Selon le système de référence utilisé, l'hétérosis prend un sens différent : on l'exprime tantôt par rapport au meilleur parent du croisement, ou par rapport au parent moyen, ou encore en fonction d'une variété commerciale qui sert de témoin comparatif. Sauf mention spéciale, nous l'exprimerons par différence avec le parent moyen, exprimée en pourcentage de ce dernier, soit $\frac{F_1 - PM}{PM}$. L'inbreeding dé-

pression de la F_2 sera mesurée par $\frac{F_2 - F_1}{F_1}$. Les apti-

tudes générales (AGC) ou spécifiques (ASC) à la combinaison ont été calculées à partir de la méthode 2 modèle 1 de GRIFFING (1956). Les analyses de variances ont été faites sur les générations F_0 (parents), F_1 et F_2 ainsi que pour la génération dite F_2 (parents + F_1).

II. — RÉSULTATS EXPÉRIMENTAUX

a. Les données parentales

On trouvera sur le tableau 1, les données parentales, exprimées par caractère selon les unités définies plus haut. Chaque valeur représente la moyenne des résultats obtenus sur 60 plantes.

On remarque, sur le tableau 1, que pour chacun des caractères analysés, l'amplitude est forte entre parents extrêmes : de 63,5 à 149 cm pour la hauteur, de 19,9 à 33,3 mm pour la longueur, de 3,18 à 6,79 unités pour le micronaire. On peut la traduire par le rapport P.S./P.I. du parent supérieur au parent inférieur.

b. Les analyses de la variance

Le tableau 2 indique des effets génotypes toujours hautement significatifs, les effets blocs et interactions blocs × génotypes l'étant eux aussi fréquemment.

Dans le cas d'interactions blocs × génotypes, le modèle additif ne convient plus. Nous avons effectué les corrélations moyennes-variances sur l'ensemble des génotypes pour chaque génération et caractère (tabl. 3). Celles-ci, significatives pour la hauteur, le nombre de capsules, le seed-index, le micronaire, indiquent que les données relatives à ces caractéris-

Tableau 1. — Données parentales (moyennes de 60 plantes).

Caractères Lignées	Hauteur	Nombre capsules	Seed-Index	Rendement fibre	Longueur	Micronaire	Ténacité
HB 57	148,9 ± 3,8	12,6 ± 1,0	10,48 ± 0,17	34,09 ± 0,31	31,50 ± 0,27	4,60 ± 0,09	8,41 ± 0,09
HB 58	130,0 ± 3,4	20,0 ± 1,3	10,06 ± 0,13	33,83 ± 0,32	32,20 ± 0,16	3,97 ± 0,07	8,00 ± 0,06
HB 59	105,6 ± 2,2	10,4 ± 0,8	9,92 ± 0,11	36,45 ± 0,28	31,63 ± 0,17	4,11 ± 0,05	6,64 ± 0,06
HB 63	127,5 ± 3,0	14,8 ± 0,8	8,52 ± 0,10	33,37 ± 0,24	32,84 ± 0,15	3,18 ± 0,06	7,16 ± 0,07
HB 64	137,5 ± 4,2	11,9 ± 1,2	12,18 ± 0,17	29,37 ± 0,32	33,30 ± 0,28	3,42 ± 0,08	8,62 ± 0,08
HB 66	102,0 ± 3,0	15,6 ± 1,3	10,24 ± 0,11	31,48 ± 0,26	25,34 ± 0,26	3,94 ± 0,08	6,70 ± 0,08
HB 67	105,0 ± 3,3	10,9 ± 0,7	8,77 ± 0,10	32,91 ± 0,27	19,88 ± 0,18	6,79 ± 0,07	7,81 ± 0,05
HB 68	63,5 ± 1,8	3,4 ± 0,3	11,75 ± 0,11	29,68 ± 0,24	28,62 ± 0,14	3,77 ± 0,03	8,06 ± 0,06
P.S. Rapport ——— S.I.	2,34	5,88	1,43	1,24	1,63	2,14	1,30

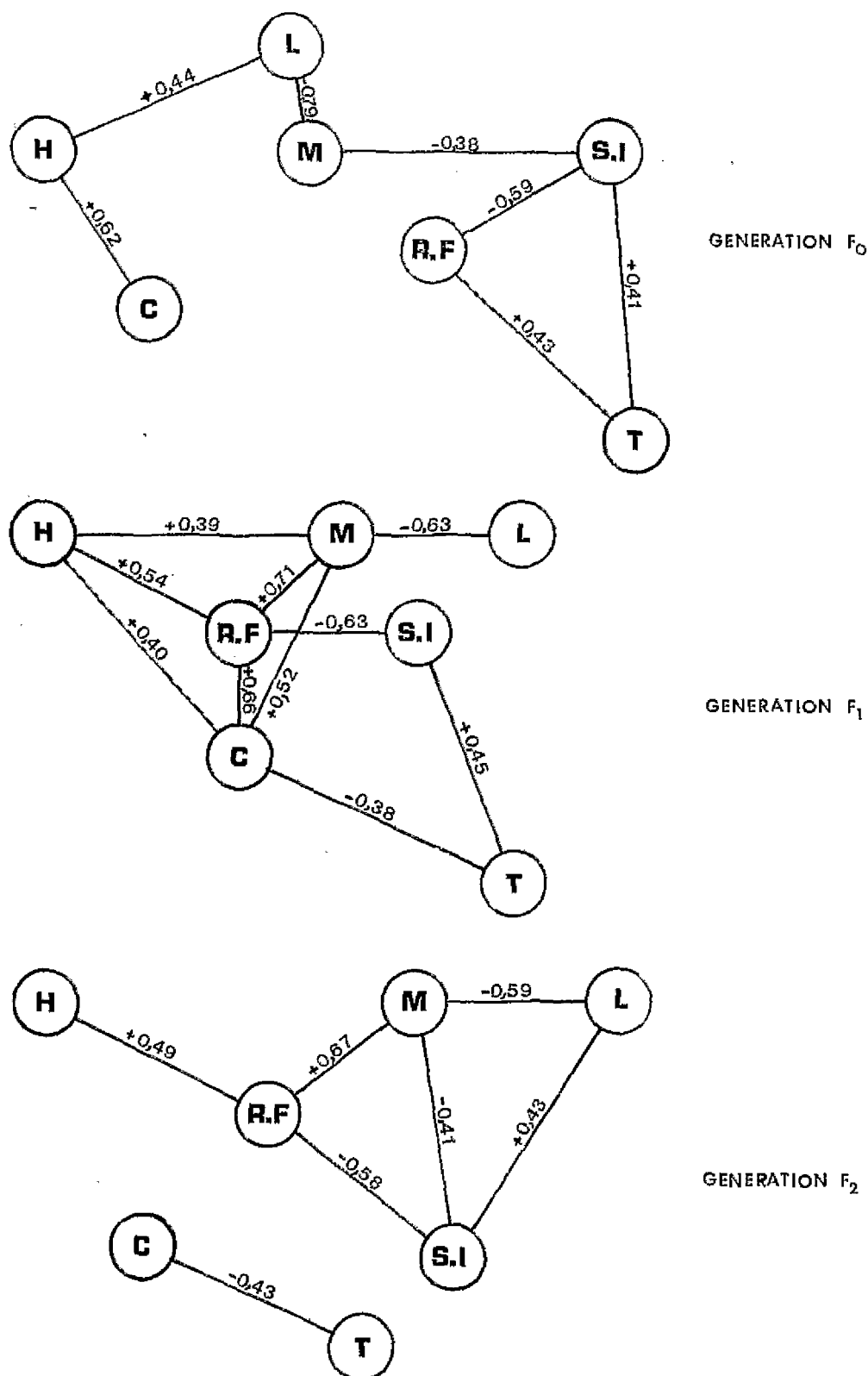


Fig. 1. — Liaisons entre caracteres pour les générations F_0 , F_1 et F_2 ; les distances sont inversement proportionnelles aux coefficients de corrélation (H = hauteur, C = nombre de capsules, S.I. = seed-index, R.F. = rendement-fibre, L = longueur, M = micronaire, T = ténacité).

Tableau 2. — Analyses de la variance pour les générations F_0 , F_1 , F_2 et F_{21} .

Caractères Génération		Hauteur	Nombre capsules	Seed-Index	Rendement fibre	Longueur	Micronaire	Ténacité
F_0	Génotypes	192,3 **	13,8 **	100,47 **	323,03 **	1 303,00 **	75,771 **	352,9 **
	Blocs	12,2 **	2,44 **	2,02	52,1 **	16,20 **	2,854 **	3 404,7 **
	Interaction	10,2 **	1,26 **	2,32 **	27,79 **	10,38 **	1,325 **	131,9 **
F_1	Génotypes	45,5 **	20,27 **	56,34 **	671,70 **	344,00 **	32,993 **	1 603,9 **
	Blocs	64,3 **	87,18 **	1,56	9,82	46,13 **	4,026 **	526,9 **
	Interaction	12,3 **	5,67 **	4,04 **	6,06 **	8,44 **	0,773 **	37,8 **
F_2	Génotypes	46,8 **	11,73 **	34,80 **	654,28 **	453,45 **	26,827 **	1 694,3 **
	Blocs	33,7 **	20,61 **	1,29	6,48	63,00 **	4,624 **	405,8 **
	Interaction	10,6 **	3,13 **	4,78 **	22,21 **	10,83 **	0,669 *	82,7 *
F_{21}	Génotypes	125,6 **	62,35 **	68,48 **	604,90 **	677,98 **	40,769 **	1 919,4 **
	Blocs	72,6 **	60,90 **	1,19	26,97 **	61,92 **	5,754 **	761,1 **
	Interaction	11,6 **	5,44 **	3,65 **	11,23 **	8,60 **	0,897 **	74,4 **

Tableau 3. — Corrélations moyennes-variances.

Caractères Génération		Hauteur	Nombre capsules	Seed-Index	Rendement fibre	Longueur	Micronaire	Ténacité
Génération F_0		+ 0,803 *	+ 0,785 **	+ 0,417 *	— 0,178	+ 0,103	+ 0,350	+ 0,059
Génération F_1		+ 0,515 **	+ 0,758 **	+ 0,663 **	— 0,126	+ 0,043	+ 0,410 *	+ 0,072
Génération F_2		+ 0,541 **	+ 0,851 **	+ 0,513 **	+ 0,173	+ 0,419 *	+ 0,761 **	— 0,415
Génération F_{21}		+ 0,424 **	+ 0,837 **	+ 0,605 **	— 0,178	+ 0,067	+ 0,392 *	+ 0,052

* et **: coefficients de corrélations significatifs à $P = 0,05$ et $P = 0,01$ respectivement.

tiques ne sont pas normalement distribuées. En toute rigueur, il aurait fallu effectuer un changement de variables permettant de retrouver la validité du modèle additif.

c. Les corrélations entre variables

Elles ont été calculées, entre caractères, à partir de 32 couples pour la génération parentale F_0 , et de 28 couples pour les générations F_1 et F_2 . On trouvera sur le tableau 4 les valeurs et les significations des coefficients de corrélation.

La génération F_0 montre, pour les 21 combinaisons

possibles, 7 corrélations significatives, 4 ne l'étant d'ailleurs qu'au seuil de 5 %.

Les liaisons entre caractères deviennent plus nombreuses en F_1 , avec près de la moitié des coefficients de corrélation significatifs. Certaines corrélations observées en F_0 ont ici disparu. Le nombre de capsules, le rendement-fibre et le micronaire sont les caractères le plus souvent impliqués dans les corrélations, contrairement au seed-index, à la ténacité et surtout à la longueur.

En génération F_2 , les liaisons les moins intenses en F_1 disparaissent: ceci semble concerner par-

Tableau 4. — Coefficients de corrélation pour les générations F_0 , F_1 et F_2 .

Génération F_0							
	Hauteur	Nombre de capsules	Seed-index	Rendement fibre	Longueur	Micronaire	Ténacité
Hauteur	1,00						
Nombre de capsules	+ 0,620 **	1,00					
Seed-index	— 0,172	— 0,345	1,00				
Rendement fibre	+ 0,173	+ 0,311	— 0,585 **	1,00			
Longueur	+ 0,440 *	+ 0,146	+ 0,258	+ 0,071	1,00		
Micronaire	— 0,098	— 0,109	— 0,384 *	+ 0,138	— 0,783 **	1,00	
Ténacité	+ 0,281	— 0,123	+ 0,408 *	+ 0,427 *	+ 0,170	+ 0,050	1,00

Tableau 4 (suite)

GENERATION F_1

	Hauteur	Nombre de capsules	Seed-index	Rendement fibre	Longueur	Micronaire	Ténacité
Hauteur	1,00						
Nombre de capsules	+ 0,404 *	1,00					
Seed-index	- 0,168	- 0,292	1,00				
Rendement fibre	+ 0,544 **	+ 0,661 **	- 0,632 **	1,00			
Longueur	+ 0,193	- 0,093	+ 0,133	- 0,220	1,00		
Micronaire	+ 0,392 *	+ 0,532 **	- 0,188	+ 0,707 **	- 0,625 **	1,00	
Ténacité	+ 0,017	- 0,375 *	+ 0,445 *	- 0,332	+ 0,002	+ 0,157	1,00

GENERATION F_2

	Hauteur	Nombre de capsules	Seed-index	Rendement fibre	Longueur	Micronaire	Ténacité
Hauteur	1,00						
Nombre de capsules	+ 0,360	1,00					
Seed-index	- 0,238	- 0,327	1,00				
Rendement fibre	+ 0,492 **	+ 0,273	- 0,579	1,00			
Longueur	+ 0,247	- 0,361	+ 0,433 *	- 0,117	1,00		
Micronaire	+ 0,087	+ 0,289	- 0,408 *	+ 0,668 **	- 0,592 **	1,00	
Ténacité	- 0,137	- 0,433 *	+ 0,207	- 0,158	+ 0,230	+ 0,034	1,00

* et **: coefficients de corrélation respectivement significatifs à $P = 0,05$ et $P = 0,01$.

tiellement le nombre de capsules. Au contraire, la corrélation entre le seed-index et le micronaire, présente en F_0 et absente en F_1 , réapparaît en F_2 .

L'évolution des corrélations phénotypiques au cours des générations est concrétisée par la figure 1.

d. Hétérosis

1) Le tableau 5 donne les valeurs moyennes des générations F_0 , F_1 et F_2 , avec les pourcentages d'hétérosis, et aussi ceux dus aux effets d'inbreeding, pour chaque caractère.

L'hétérosis est particulièrement accusé pour la hauteur, le nombre de capsules, la longueur et le seed-index. Pour les trois premiers caractères, nous sommes en présence de valeurs F_1 dépassant très fréquemment le meilleur parent du croisement. Par contre, pour le rendement-fibre et la ténacité, la F_1 ne diffère généralement pas du parent moyen, alors qu'une chute significative du micronaire est souvent observée.

2) Selon les lignées hybrides considérées, le tableau 6 montre que de nettes différences de comportement peuvent être relevées.

Tableau 5. — Générations F_0 , F_1 et F_2 . Pourcentages moyens d'hétérosis et d'effets dus à l'inbreeding (calculés à partir de la moyenne des valeurs relatives à chaque croisement).

	F_0	F_1	F_2	Pourcentage moyen d'hétérosis	Pourcentage moyen d'inbreeding
Hauteur	115,0 \pm 3,5	148,1 \pm 4,1	127,5 \pm 6,2	+ 30,5 **	- 13,7 **
Nombre de capsules	12,5 \pm 0,9	30,9 \pm 0,9	17,7 \pm 1,2	+ 159,0 **	- 42,5 **
Seed-index	10,12 \pm 0,12	10,79 \pm 0,13	10,20 \pm 0,16	+ 6,9 **	- 5,2 *
Rendement fibre	32,64 \pm 0,26	33,98 \pm 0,28	32,11 \pm 0,33	+ 4,0	- 5,3 **
Longueur	29,41 \pm 0,18	33,19 \pm 0,22	31,21 \pm 0,25	+ 13,5 **	- 6,0 **
Micronaire	4,22 \pm 0,05	4,10 \pm 0,07	3,98 \pm 0,09	- 2,8 **	- 2,5
Ténacité	7,63 \pm 0,06	7,71 \pm 0,08	7,73 \pm 0,09	+ 0,1	+ 0,3

Tableau 6. — Pourcentages moyens d'hétérosis et d'inbreeding, calculés à partir de 7 croisements, propres à chaque lignée hybride.

		Hauteur	Nombre capsules	Seed-index	Rendement fibre	Longueur	Micronaire	Ténacité
HB 57	% hétérosis ..	22,1	133,3	6,40	3,49	9,30	-5,94	-0,8
	% inbreeding ..	-12,6	-38,4	-6,78	-3,24	-4,43	-4,85	+0,6
HB 58	% hétérosis ..	96,0	117,0	3,67	6,79	8,20	+3,65	-2,3
	% inbreeding ..	-10,7	-40,5	-2,29	-4,92	-4,89	-1,88	-0,7
HB 59	% hétérosis ..	37,5	210,5	8,08	1,95	15,61	-9,11	-0,1
	% inbreeding ..	-16,4	-53,1	-1,38	-7,67	-6,04	-1,58	+2,3
HB 63	% hétérosis ..	21,1	126,9	5,20	2,97	12,05	-4,50	-1,5
	% inbreeding ..	-9,3	-42,0	-0,20	-4,17	-5,29	+2,49	+0,1
HB 64	% hétérosis ..	21,7	134,6	8,09	1,28	11,07	3,61	+1,1
	% inbreeding ..	-13,2	-44,8	-7,82	-5,78	-6,29	-2,74	+1,1
HB 66	% hétérosis ..	29,2	114,6	8,46	1,62	12,11	-2,44	+0,9
	% inbreeding ..	-10,5	-31,1	-8,61	-7,64	-8,99	-3,50	-0,7
HB 67	% hétérosis ..	40,9	228,3	9,75	15,63	23,53	-2,44	+0,3
	% inbreeding ..	-18,1	-46,5	-7,83	-7,13	-7,32	-5,39	+1,2
HB 68	% hétérosis ..	45,9	228,6	4,25	-1,31	12,38	-5,46	+3,5
	% inbreeding ..	-17,0	-44,0	-8,24	-6,17	-4,56	-3,41	-0,9

Si l'on s'attache plus précisément aux quatre caractères précédemment cités montrant un hétérosis positif significatif, HB 67 apparaît être la lignée la plus apte à fournir le meilleur accroissement en F_1 , précédant HB 59 et HB 68. Les lignées HB 64 et HB 66 se situent à un niveau moyen, tandis qu'HB 57, HB 58 et HB 63 paraissent rarement capables de donner des valeurs F_1 très supérieures au parent moyen. Il est assez curieux de constater que les lignées possédant en quelque sorte le meilleur « potentiel d'hétérosis » sont précisément celles qui ont été précédemment considérées comme semi-stériles (SCHWENDIMAN, 1974 b).

3) Un examen, caractère par caractère, va nous permettre de mieux situer l'ampleur relative de l'hétérosis pour chacun d'eux.

Tant pour la hauteur que pour le nombre de capsules et la longueur, les 28 croisements F_1 sont, sans exception, significativement supérieurs au parent moyen; 24 d'entre eux le sont pour le seed-index. On peut ainsi considérer que l'hétérosis est un phénomène constant pour ces quatre caractéristiques. (Remarquons, pour situer ces caractéristiques les unes par rapport aux autres, que si nous avions comparé les F_1 au meilleur parent du croisement, nous en aurions trouvé 28 pour le nombre de capsules, 22 pour la hauteur, 18 pour la longueur et 5 seulement pour le seed-index, significativement supérieures.)

Les phénomènes d'hétérosis pour le rendement-fibre apparaissent nettement plus complexes. Si l'on fait abstraction du cas particulier de la lignée HB 67, dont toutes les F_1 possédant ce parent sont fortement hétérotiques, on constate pour les 21 croisements restants que 7 sont supérieurs au parent

moyen, 7 n'en diffèrent pas et que 7 sont inférieurs. Au niveau de chaque parent règne par ailleurs les mêmes variations de comportement. Ceci laisse présager la possibilité d'une hérédité complexe de ce caractère, peut-être due au fait qu'il est fortement composite: influence du poids de la graine, de la densité et de la longueur de la fibre, etc.

La même absence apparente de loi existe pour la ténacité. Toutefois, les valeurs F_1 obtenues à partir de HB 57 et HB 58 sont généralement inférieures au parent moyen, tandis que le phénomène inverse s'observe lorsque HB 64 et surtout HB 68 sont utilisés dans les croisements: la dominance pourrait ne pas être unidirectionnelle.

Pour le micronaire, mises à part quelques exceptions, les F_1 sont généralement significativement inférieures aux parents moyens correspondants.

4) L'expression de l'hétérosis, dans les caractères où elle est constante, semble toutefois suivre une règle selon le type de croisements que l'on examine. Si l'on prend le cas de la hauteur, on voit que l'hétérosis moyen est de 13,2% dans les croisements entre parents de grande taille, de 29,9% entre parents grand et petit et de 49,7% entre parents de petite taille. De même, pour la longueur de la fibre, on observe 9,6% d'hétérosis dans les croisements entre parents longs, 14,2% entre parents long et court et 21,9% entre parents courts.

5) Sur la base de mensuration de caractères morphologiques, nous avons précédemment établi un dendrogramme, essentiellement composé par trois groupes: le premier formé par deux lignées proches de l'Allen (51 (HB 58 et HB 66), le second par

trois lignées intermédiaires (HB 63, HB 64 et HB 68), le troisième de deux lignées très individualisées (HB 59 et HB 67). Si ce dendrogramme conserve une certaine validité au niveau des caractères quantitatifs ici étudiés, on peut s'attendre à de faibles valeurs hétérotiques pour les croisements à l'intérieur d'un même groupe et à une expression maximale pour ceux entre lignées appartenant à des groupes différents. Les résultats constatés sont résumés sur le tableau 7, où nous avons exprimé l'hétérosis en pourcentage du meilleur parent de chaque croisement.

Ceci semble bien être vérifié, sauf pour le groupe 3 du tableau. Il faut rappeler ici, toutefois, que le niveau de proximité des deux lignées HB 59 et HB 67 est très bas et qu'en conséquence, ces lignées sont au moins aussi différentes entre elles, sinon plus, que des autres lignées hybrides.

6) Nous avons cherché quel pouvait être le facteur principal déterminant le niveau atteint par la génération F_1 . Un certain nombre de corrélations ont été faites entre, d'une part, le niveau de la F_1 , d'autre part, le parent moyen (PM), le parent supérieur (PS) ou le parent inférieur (PI) du croisement, l'écart entre les parents ($P_1 - P_2$). Les coefficients de corrélations et leurs niveaux de signification sont exprimés sur le tableau 8.

Pour tous les caractères, excepté le nombre de capsules, le coefficient de corrélation le plus élevé est généralement obtenu entre le parent moyen et la F_1 . Un même parent moyen peut toutefois être obtenu à partir de valeurs parentales très proches ou très éloignées et les corrélations suivantes mon-

trent que l'important n'est pas l'écart entre les parents, mais leurs valeurs maximales ou minimales.

Aucune corrélation significative n'a été décelée pour le nombre de capsules, et l'explication la plus vraisemblable tient au fait que celui-ci, surtout chez les parents, est en étroite relation avec les gènes de stérilité précédemment mis en évidence.

e. Les effets dus à l'inbreeding

Les taux de variation observés entre générations F_1 et F_2 ont été donnés sur les tableaux 5 et 6. La chute en F_2 paraissant particulièrement accusée pour les caractères les plus hétérotiques, nous avons recherché les relations possibles entre les générations F_1 et F_2 (tabl. 9).

Le niveau d'un croisement F_2 est en relation directe avec celui de la F_1 dont il est issu: le coefficient de corrélation est toujours hautement significatif et semble plus élevé pour les caractéristiques technologiques de la fibre.

La corrélation entre le niveau de la F_1 et le pourcentage de chute en F_2 due aux effets d'inbreeding n'est significative que pour les caractères qui expriment un hétérosis maximum, exception faite de la longueur. Pour ces caractères, les effets d'hétérosis et d'inbreeding sont étroitement liés. La chute en F_2 paraît d'autant plus importante que la F_1 atteint des valeurs élevées. Néanmoins, ceci est tempéré par la corrélation entre F_1 et F_2 et le résultat final n'en demeure pas moins qu'aux meilleures F_1 correspondent malgré tout les meilleures F_2 .

Tableau 7. — Hétérosis intra- et intergroupes du dendrogramme, pour les caractères fortement et constamment hétérotiques.

	Hauteur	Nombre capsules	Seed-Index	Longueur
Intra-groupe 1 (HB 58 ; HB 66)	7,0	48,0	0,2	-3,7
Intra-groupe 2 (HB 63 ; HB 64 ; HB 68)	0,3	70,6	-8,0	0,9
Intra-groupe 3 (HB 59 ; HB 67)	57,9	310,8	2,0	4,0
Inter-groupe 1 et 2	13,0	66,2	4,5	2,8
Inter-groupe 1 et 3	28,0	121,6	5,3	8,4
Inter-groupe 2 et 3	18,7	164,3	0,6	5,7

Tableau 8. — Liaisons entre les valeurs F_1 et parentales.

Caractères	Hauteur	Nombre capsules	Seed-Index	Rendement fibre	Longueur	Micronaire	Ténacité
Corrélations							
Corr. (PM, F_1)	+ 0,633**	+ 0,156	+ 0,849**	+ 0,616**	+ 0,773**	+ 0,887**	+ 0,894**
Corr. (PS, F_1)	+ 0,458*	+ 0,102	+ 0,781**	+ 0,418**	+ 0,540**	+ 0,871**	+ 0,765**
Corr. (PI, F_1)	+ 0,593**	+ 0,153	+ 0,651**	+ 0,691**	+ 0,738**	+ 0,501**	+ 0,764**
Corr. ($P_1 - P_2$, F_1)	- 0,308	+ 0,069	+ 0,329	- 0,279	- 0,602**	+ 0,773**	- 0,154
Corr. ($P_1 - P_2$, $F_1 - PM$)	+ 0,227	+ 0,024	+ 0,087	- 0,333	+ 0,458*	- 0,046	+ 0,181

Tableau 9. — Relations entre les générations, les effets d'hétérosis et ceux dus à l'inbreeding.

Caractères Corrélations	Hauteur	Nombre de capsules	Seed-Index	Rendement fibre	Longueur	Micronaire	Ténacité
Corr. (F_1 , F_2)	+ 0,611**	+ 0,622**	+ 0,636**	+ 0,920**	+ 0,921**	+ 0,932**	+ 0,913**
Corr. (F_1 , inbreeding)	- 0,427*	- 0,770**	- 0,663**	- 0,268	- 0,129	- 0,430*	- 0,098
Corr. (hétér., inbreeding)	- 0,564**	- 0,531**	- 0,511**	- 0,167	- 0,353	+ 0,087	- 0,171
Corr. (P_1P_2 , inbreeding)	+ 0,195	- 0,125	+ 0,163	+ 0,206	+ 0,151	+ 0,292	- 0,465*

f. Les aptitudes générales et spécifiques à la combinaison

Elles ont été calculées pour les générations F_1 et F_2 à partir du modèle de GRIMING. Le traitement des données a été réalisé à Abidjan, à l'aide d'un ordinateur IBM 1130, à partir d'un programme préparé par nous-mêmes. Les résultats sont exprimés sur le tableau 10.

1) A l'exception du nombre de capsules, toutes les AGC en F_1 sont hautement significatives. Il en est de même pour les ASC en F_1 , sauf pour deux caractères : le micronaire et la ténacité.

Le rapport AGC/ASC en F_1 traduit pour tous les caractères, sauf encore le nombre de capsules, que l'additivité, ainsi qu'une fraction de l'épistasie additive \times additive sont les phénomènes prédominants. Toutefois, l'influence de la dominance (ainsi que des formes d'épistasie $a \times d$ et $d \times d$) n'est pas négligeable pour, dans l'ordre, le nombre de capsules, la hauteur, la longueur, le rendement-fibre et le seed-index, c'est-à-dire essentiellement tous les caractères où l'hétérosis était le phénomène marquant.

2) En F_2 , les variances AGC demeurent pratiquement identiques à leurs valeurs F_1 . On note toutefois que l'AGC chute de moitié pour le nombre de capsules et d'un tiers environ pour le seed-index.

Trois modalités s'observent lorsque l'on compare les ASC en F_2 avec les valeurs F_1 :

— Soit une identité des ASC, pour le rendement-fibre et le seed-index, d'où le même rapport

AGC/ASC pour ces caractères entre les deux générations.

— Des variances ASC en F_2 inférieures d'au moins la moitié pour la hauteur, le nombre de capsules et la longueur. Il s'ensuit que le rapport AGC/ASC en F_2 double ou triple. On peut pour ces caractères imaginer que la perte en F_2 de la moitié de la dominance explique la relation observée.

— L'ASC en F_2 double pour le micronaire et la ténacité, devenant significative pour le premier caractère cité. Le rapport AGC/ASC prend ainsi en F_2 une valeur moindre que celle en F_1 .

3) On trouvera sur le tableau 11 les AGC et ASC propres à chacune des huit lignées hybrides, calculées pour la génération F_1 .

Trois lignées, HB 58, HB 64 et HB 67, apparaissent, pour l'ensemble des caractères, comme de bons géniteurs. A l'inverse, HB 63 et HB 68 possèdent très fréquemment de très mauvaises aptitudes à la combinaison. L'absence de corrélation négative entre les AGC et ASC respectives est un facteur intéressant de ce matériel dans l'optique de son utilisation pratique éventuelle.

4) Pour tous les caractères, sauf un, la corrélation entre valeurs parentales et AGC correspondantes est positive et hautement significative (tabl. 12).

Il n'en est pas de même pour le nombre de capsules, caractère dont nous avons fréquemment constaté le comportement exceptionnel. L'absence de corrélation provient essentiellement de la lignée HB 67 et dans une moindre mesure d'HB 59 dont les

Tableau 10. — Aptitudes générales (AGC) et spécifiques (ASC) à la combinaison pour les générations F_1 et F_2 . Variances, niveaux de signification et rapports.

	Hauteur	Nombre de capsules	Seed-Index	Rendement fibre	Longueur	Micronaire	Ténacité (Pressley)
AGC en F_1	10,16**	2,06*	4,52**	36,24**	36,44**	695,96**	331,93**
ASC en F_1	3,35**	2,41**	0,30**	3,54**	5,01**	17,11	6,99
Rapport AGC/ASC en F_1	3,0	0,9	15,2	10,2	7,3	40,7	47,5
AGC en F_2	11,03**	1,03	2,96**	33,66**	42,86**	548,44**	315,55
ASC en F_2	1,99	0,42	0,24**	3,49**	2,73**	33,80*	14,44
Rapport AGC/ASC en F_2	10,1	2,5	12,3	9,6	15,7	16,2	21,9

Tableau 11. — AGC individuelles et moyennes des ASC des lignées pour la génération F_1 .

Lignées		HB 57	HB 58	HB 59	HB 63	HB 64	HB 66	HB 67	HB 68	Corr. AGC, ASC
Caractères										
Hauteur	AGC	1,326*	0,540	0,057	0,011	0,617	-0,382	-0,282	-1,953**	+ 0,016
	ASC	0,524	0,616	1,036	0,385	0,444	0,602	1,183	1,091	
Nombre de capsules	AGC	-0,368	0,509	0,343	-0,059	-0,354	-0,142	0,659	-0,587	+ 0,672
	ASC	0,403	0,589	0,903	0,486	0,440	0,403	1,065	0,673	
Seed-index	AGC	-0,352**	-0,244*	-0,009	-0,930**	1,175	0,190**	-0,495**	0,667**	+ 0,275
	ASC	0,130	0,026	0,200	0,074	0,232	0,225	0,250	0,066	
Rendement-fibre	AGC	0,459**	1,246**	1,455**	0,131	-2,274**	-1,131**	2,796**	-2,681**	+ 0,541
	ASC	0,374	0,664	0,035	0,160	-0,073	-0,022	1,814	-0,392	
Longueur	AGC	0,420**	0,509**	1,779**	1,672**	1,709**	-2,329**	-3,238**	-0,522**	-0,410
	ASC	0,482	0,335	1,222	0,814	0,704	0,672	1,711	0,767	
Micronaire	AGC	1,326	-0,929	-3,558*	-8,334**	-3,264*	-1,879	19,201**	-4,419**	+ 0,072
	ASC	-1,261	1,219	-1,960	-0,696	1,151	-0,283	-0,449	-0,975	
Ténacité	AGC	4,518**	0,217	-7,379**	-4,506**	7,713**	-6,895**	0,927	5,404**	+ 0,200
	ASC	-0,446	-1,165	0,329	-0,267	0,476	0,320	0,070	1,543	

* et **: AGC significativement différentes de 0 à $P = 0,05$ et $P = 0,01$ respectivement. Il n'est pas possible de tester la signification des ASC moyennes.

Tableau 12. — Corrélations entre les valeurs parentales (génération F_2) et les AGC des lignées.

Caractères	Hauteur	Nombre de capsules	Seed-index	Rendement fibre	Longueur	Micronaire	Ténacité
Corrélations							
Corr. (F_2 , AGC)	+ 0,927**	+ 0,457	+ 0,997**	+ 0,805*	+ 0,954**	+ 0,973**	+ 0,971**

Tableau 13. — Les ASC significatives en F_1 .

	Hauteur	Nombre de capsules	Seed-index	Rendement fibre	Longueur	Micronaire	Ténacité
ASC positives	0	1	8	12	17	0	0
ASC négatives	0	0	1	8	2	0	0
Total ASC significatives	0	1	9	20	19	0	0

bonnes AGC ne correspondent pas au faible nombre de capsules qu'elles portent. Lorsqu'elles ne sont pas incluses dans le calcul, le coefficient de corrélation devient égal à 0,887, significatif à $P = 0,05$.

5) Nous avons relevé sur le tableau 13 le nombre de croisements (sur un total de 28 pour chaque caractère) présentant une ASC en F_1 significative à

$P = 0,05$, en séparant les valeurs positives et négatives.

Deux faits ressortent particulièrement de l'examen de ce tableau :

— Le nombre important de croisements dont l'ASC est significative pour le rendement-fibre, la longueur et, à une moindre échelle, le seed-index.

— L'absence quasi totale pour deux caractères, la hauteur et le nombre de capsules, qui sont justement ceux pour lesquels le rapport AGC/ASC était le plus faible et où l'on aurait pu s'attendre, au contraire, à trouver le plus grand nombre.

Pour tous les croisements, excepté HB 64 × HB 68, il existe au moins un cas d'ASC significative, les valeurs positives étant nettement plus fréquentes que

les négatives. En tant que géniteurs, les lignées parentales interviennent de façon équivalente: 12 cas en moyenne sur 49 possibles, mais HB 67, avec 17 cas, semble le plus apte à donner des combinaisons spécifiques, toutes positives.

Cet examen global de l'ASC amène à la conclusion que celle-ci paraît propre à certains caractères, beaucoup plus qu'à des combinaisons particulières de parents.

III. — DISCUSSION

Les liaisons phénotypiques entre variables apparaissent relativement nombreuses sur l'ensemble des générations. La dépendance des caractères n'est pas rigide mais, au contraire, varie d'une génération à l'autre: à un système relativement lâche en F_0 fait place en F_1 un réseau de corrélations fréquentes et intenses, lequel se retrouvera partiellement détruit en F_2 . La dominance et l'hétérosis en F_1 , en exacerbant les performances, pourraient être responsables de ce renforcement des liaisons positives ou négatives entre les caractères.

Les liaisons fixes, que l'on peut considérer comme inhérentes à ce matériel d'origine interspécifique, sont finalement rares. Elles concernent uniquement le rendement-fibre et le seed-index, liés négativement, et dont le coefficient reste pratiquement constant d'une génération à l'autre, et la liaison longueur-micronaire. Cette dernière, elle aussi négative, très intense chez les parents, paraît ensuite diminuer légèrement au cours des générations suivantes, bien que se maintenant à une valeur élevée.

Des générations F_0 à F_2 , on assiste à une rupture progressive des liaisons hauteur-nombre de capsules et rendement-fibre-ténacité avec, au contraire, une intensification de celle qui lie négativement le nombre de capsules et la ténacité. Cette évolution des corrélations doit être imputée au remaniement génotypique que provoquent les croisements dialléles, entraînant de nombreuses recombinaisons au sein du matériel. Il faut souligner l'intérêt de la rupture entre la hauteur et le nombre de capsules: elle montre qu'il doit être possible, à partir de génotypes recombinés, de trouver des plantes petites et ayant un bon potentiel de capsules. Cette liaison, généralement observée pour des lignées fixées (c'est le cas des parents), disparaît donc dans le matériel en disjonction, mais il n'est pas impossible qu'elle tende à se rétablir ultérieurement au cours du processus de stabilisation.

Comme particularités, il faut noter l'absence de la corrélation classique entre le rendement-fibre et la longueur. De même, ténacité-longueur et ténacité-micronaire sont ici des caractères toujours indépendants. Au contraire, la liaison production-ténacité, très fréquemment observée et très difficile à briser (MEREDITH et BRIDGE, 1971), exprimée ici par la corrélation négative nombre de capsules-ténacité, existe bien.

Les phénomènes hétérotiques sont particulièrement intenses pour le nombre de capsules, la hauteur, la longueur et, dans une moindre mesure, le

seed-index. Pour ces caractères, les croisements F_1 atteignent des valeurs très fréquemment supérieures au meilleur parent. L'amplitude de l'hétérosis incite à penser que nous sommes ici dans un contexte tout-à-fait comparable à celui observé lors des croisements directs entre *G. hirsutum* et *G. barbadense* (MARANI, 1963; SCHWENDIMAN et LEFORT, 1974). Les niveaux d'hétérosis, entre les trois groupes précédemment définis par un dendrogramme, indiquent également que les génotypes confrontés sont très éloignés d'un groupe à l'autre. On peut dire ainsi que, sinon chacune des lignées, du moins chacun des groupes, se comporte pratiquement comme une entité spécifique. À ces éléments en faveur de l'idée d'un contexte interspécifique s'ajoutent nos observations antérieures concernant la présence de phénomènes de stérilité observés dans toutes les descendance F_2 de ces croisements dialléles. L'amplitude des phénomènes d'hétérosis pour le nombre de capsules, la hauteur et la longueur, jointe au fait que la F_2 est intermédiaire entre F_0 et F_1 , fait penser que l'hétérosis serait essentiellement lié à la dominance et à la superdominance. Le caractère longueur, cependant, montre une grande hétérogénéité dans l'intensité des réactions selon les croisements considérés, suggérant également l'intervention d'autres mécanismes plus complexes.

Rendement-fibre et ténacité sont peu concernés par l'hétérosis et même par la dominance en général. La variabilité du comportement des croisements pour ces deux caractéristiques permet de penser à une hérédité complexe, vraisemblablement non unidirectionnelle. Ceci n'est pas surprenant pour le rendement-fibre, puisqu'il s'agit d'un caractère très composite: influence du poids des graines, de la densité et de la longueur de la fibre, etc.

Enfin la chute importante du micronaire en F_1 , véritable hétérosis négatif, rappelle tout-à-fait les observations faites chez les hybrides F_1 entre *G. hirsutum* et *G. barbadense*, et fournit un nouvel argument en faveur du contexte interspécifique que nous avons précédemment défini.

Pour l'ensemble des caractéristiques étudiées, l'importance des effets dus à l'additivité et aux interactions additif × additif en position cis, est mise en relief par les variances AGC hautement significatives tant en F_1 qu'en F_2 . Ces variances, dont le niveau demeure remarquablement constant d'une génération à l'autre, du moins pour cinq des caractères, incite à penser que l'additivité serait prédominante sur les interactions dans l'expression de

l'AGC: on sait, en effet, que les interactions entre structures additives ne se maintiennent qu'avec une très faible héritabilité (DEMARLY, 1972). Au contraire, les effets dus à ce type d'épistasie seraient plus importants pour le nombre de capsules et le seed-index.

Ainsi qu'on l'a fréquemment constaté chez le cotonnier, les coefficients de corrélation entre la génération F_1 et les AGC individuelles atteignent des valeurs très élevées. L'absence d'une liaison inverse entre AGC et moyennes des ASC indique que ces deux types d'aptitude à la combinaison peuvent parfaitement coexister, ce qui est intéressant pour l'obtention de géniteurs à potentiel élevé.

Les variances ASC subissent de fortes fluctuations selon les caractères et les générations. Elles paraissent

sent toutefois bien liées à l'intensité de l'hétérosis, renforçant l'idée que ce dernier dépendrait essentiellement de la dominance et de la superdominance. Pour certains caractères relatifs à la technologie de la fibre, les faibles différences entre les moyennes F_1 et F_2 d'un même croisement, ainsi que les variations constatées entre générations pour les variances ASC peuvent indiquer qu'un même résultat est obtenu par des voies génétiques différentes, la recombinaison en F_2 entraînant une certaine hétérozygotie de structure, ou encore que les interactions épistatiques sont dans ce cas prédominantes.

La poursuite de l'analyse de ces croisements dialleles, à l'aide de la méthode de HAYMAN, devrait apporter des précisions quant aux modalités d'action des gènes gouvernant les caractères.

BIBLIOGRAPHIE

- AL-RAWI K.M. et R.J. KOHEL, 1970. — Gene action in the inheritance of fiber properties in intervarietal diallel crosses of Upland cotton, *Gossypium hirsutum* L. *Crop Sci.*, 10, 82-85.
- DEMARLY Y., 1972. — Commentaires sur les aptitudes à la combinaison. *Ann. Amélior. Plantes*, 22, 187-200.
- FRYXELL P.A., 1958. — Hybrid cotton-selection of suitable parents. *Proc. Cotton Impr. Conf.*, 11, 66-78.
- GRIFFING B., 1956. — Concept of general and specific combining ability in relation to diallel crossing systems. *Australian J. Biol. Sci.*, 9, 463-493.
- LODEN H.D. et T.R. RICHMOND, 1951. — Hybrid vigor in cotton-cytogenetics aspects and practical applications. *Econ. Bot.*, 5, 387-408.
- MARANI A., 1963. — Heterosis and combining ability for yield and components of yield in a diallel cross of two species of cotton. *Crop Sci.*, 3, 552-555.
- MARANI A., 1964. — Heterosis and combining ability for plant height and developmental data in a diallel cross of two species of cotton. *Crop Sci.*, 4, 265-268.
- MARANI A., 1967. — Heterosis and combining ability in intraspecific and interspecific crosses of cotton. *Crop Sci.*, 7, 519-522.
- MARANI A., 1968. — Inheritance of lint quality characteristics in interspecific crosses of cotton. *Crop Sci.*, 8, 653-657.
- MEREDITH W.R. et R.R. BRIDGE, 1971. — Break-up of linkage blocks in cotton *Gossypium hirsutum* L. *Crop Sci.*, 11, 695-698.
- MEREDITH W.R. et R.R. BRIDGE, 1972. — Heterosis and gene action in cotton, *Gossypium hirsutum* L. *Crop Sci.*, 12, 304-310.
- MILLER P.A. et A. MARANI, 1963. — Heterosis and combining ability in diallel crosses of Upland cotton. *Crop Sci.*, 3, 441-444.
- SCHWENDIMAN J., 1974 a. — Les lignées hybrides issues du croisement entre *Gossypium hirsutum* L. et *G. barbadense* L. - I - L'obtention de lignées stables; la description et la comparaison de quelques lignées types. *Cot. Fib. trop.*, 3, 283-287.
- SCHWENDIMAN J., 1974 b. — Les lignées hybrides issues du croisement entre *Gossypium hirsutum* L. et *G. barbadense* L. - II - Les facteurs induisant des anomalies de fertilité. *Cot. Fib. trop.*, 3, 289-295.
- SCHWENDIMAN J., 1974 c. — Les lignées hybrides issues du croisement entre *Gossypium hirsutum* L. et *G. barbadense* L. - III - Déterminisme génétique des anomalies de fertilité. *Cot. Fib. trop.*, 3, 297-305.
- SCHWENDIMAN J. et P.L. LEFORT, 1974. — Qualités et défauts de diverses combinaisons F_1 issues du croisement entre *Gossypium hirsutum* et *G. barbadense*. *Cot. Fib. trop.*, 2, 231-236.
- VERHALEN L.M., W.C. MORRISON, B.A. AL RAWI, K.C. FUN et J.C. MURRAY, 1971. — A diallel analysis of several agronomic traits in Upland cotton (*Gossypium hirsutum* L.). *Crop Sci.*, 11, 92-96.

SUMMARY

Eight stable hybrid lines, all of them originating from *Gossypium hirsutum* × *G. barbadense* cross have been used as parents to a diallel cross pursued up to F_2 generation. Seven quantitative characters useful in selection have been studied.

The analysis of correlations between the variables, in the course of successive generations, shows that a system of linkages relatively loose in F_1 is replaced in F_2 by a denser network of strong correlations,

this network being partly destroyed in F_3 . Only two linkages (fiber yield and seed-index, length and micronaire) are stable whereas others, very frequently observed in cotton, do not exist in this hybrid material.

Heterosis is particularly marked for agronomic characters and fiber length. The amplitude of heterotic phenomena as well as the behaviour modalities of the diverse characters quite recall the interspe-

cific context. It may be considered that, if not the lines, at least some groups among them, could constitute specific entities.

Although the importance of the effects due to inbreeding may be in direct relation with F_1 level, it remains none the less that to the best F_1 correspond,

in spite of all, the best F_1 . Variance AGC, remarkably constant between generations, are generally very much superior to those of ASC. Individual AGC depend closely upon parental performances. Although additivity seems to be the major phenomenon in the expression of a character, some facts incite to think that epistatic interactions might not be negligible.

RESUMEN

Ocho razas híbridas estables, procedentes todas ellas del cruce entre *Gossypium hirsutum* y *G. barbadense*, han servido de padres a un cruce dialélico proseguido hasta la generación F_1 . Siete caracteres cuantitativos útiles en selección han sido estudiados.

El análisis de las correlaciones entre las variables, en el curso de las generaciones sucesivas, muestra que a un sistema de enlaces relativamente laxo en F_1 , reemplaza en F_1 una red más densa de fuertes correlaciones, red parcialmente destruida en la F_1 . Solamente dos enlaces (rendimiento fibra y seed-índice, longitud y micronario) son estables, mientras que otros, hallados frecuentemente en el algodónero, no existen en ese material híbrido.

La heterosis se manifiesta especialmente por los caracteres agronómicos y la longitud de fibra. La amplitud de los fenómenos heteróticos, así como las modalidades de comportamiento de los diferentes

caracteres, evocan enteramente el contexto interespecífico. Se puede considerar que, si no las razas, al menos ciertos grupos de entre ellas, podrían constituir entidades específicas.

A pesar de que la importancia de los efectos debidos al inbreeding se encuentre en relación directa con el nivel de la F_1 , hay que tener en cuenta que a las mejores F_1 corresponden a pesar de todo las mejores F_1 .

Las variaciones AGC, notablemente constantes entre las generaciones, son generalmente muy superiores a las de los ASC. Los AGC individuales dependen estrechamente de los resultados parentales. Si la aditividad parece ser el fenómeno principal en la expresión de un carácter, ciertos hechos incitan a pensar que las interacciones epistáticas podrían no ser insignificantes.